4965

1100

Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 115: 333-353 (1988)

ÉVOLUTION DU STRIGILE CHEZ LES FORMICIDES (HYMÉNOPTÈRES)

A. FRANCOEUR et R. LOISELLE

Laboratoire de biosystématique, Université du Québec à Chicoutimi
Chicoutimi (Québec) G7H 2B1

Résumé

Le strigile des pattes antérieures de la fourmi est un éperon tibial diversement transformé en organe de nettoyage pour les antennes et les pattes. L'examen de 232 espèces nous permet d'identifier pour la première fois ses éléments constitutifs et les variations qu'ils subissent au cours de l'évolution des Formicides. Le corps principal du strigile, affecté d'une sinuosité longitudinale, comprend toujours deux régions, parfois difficiles à délimiter, la base et l'apex. Chacune porte des structures dorsales. Le type primitif, plutôt robuste, est pourvu d'une lamelle basale et d'un peigne apical irrégulier. Ces deux éléments dorsaux de même que la forme du corps principal sont l'objet de variations importantes. La lamelle demeure évidente seulement dans quatre sous-familles: les Nothomyrméciines, les Myrméciines, les Ponérines et les Leptanillines, tandis qu'elle devient vestigiale chez les Pseudomyrmécines. Elle est conservée plus fréquemment et plus longtemps dans le complexe ponéroïde, alors qu'elle disparaît rapidement dans le complexe formicoïde. La disparition de la lamelle résulte d'un découpage vertical, qui donne le peigne basal. Parfois, elle régresse simplement, alors qu'une brosse dorsale contiguë se développe. La présence sporadique d'une dent à la base du peigne basal serait un vestige de cette lamelle. Le type évolué, de forme effilée, trapue ou compacte, possède un peigne dorsal fortement intégré résultant de l'alignement et de l'uniformisation assez poussée des peignes basal et apical. Des variations significatives sont décrites pour la cavité interne, la marge interne, le condyle articulaire, les brosses dorsale et antéro-latérale et le balai tibial. Il existe une corrélation entre les différents habitus de strigile et les subdivisions de la famille. Dans les principales sous-familles, on peut constater une évolution propre du corps principal. Plusieurs tribus, surtout chez les Ponérines, présentent des spécialisations particulières. Cette étude souligne les mêmes écueils taxonomiques traditionnels chez certains taxons et discute brièvement de leurs relations phylogénétiques. D'autre part, le strigile offre une évolution adaptative concomitante de celle des principaux groupes de fourmis, ce qui souligne son importance essentielle pour maintenir fonctionnel le système des communications chimiques au moyen des antennes.

Abstract

The forelegs of ants bear a strigil which is a tibial spur modified into a cleaning organ for antennae and legs. The different parts of this structure are fully identified for the first time. A survey of 232 species reveals the variations that occurred during the evolution of the Formicidae. The main body of the longitudinally sinuous strigil is always subdivided into two areas frequently difficult to distinguish: the base and the apex. Both exhibit dorsal structures. The primitive, rather sturdy type bears a basal lamella followed by an apical irregular comb. These two dorsal elements as well as the shape of the main body show important variations. The lamella is well developed in only four subfamilies: Nothomyrmeciinae, Myrmeciinae, Ponerinae, and Leptanillinae, and it is vestigial in the Pseudomyrmecinae. It has been maintained in a greater number of taxa in the poneroid phylad, while it disappeared very soon in the formicoid phylad, by becoming cut up into a comb. When it has simply regressed, a contiguous hair brush is present. The sporadic presence of a thin tooth at the base of the basal comb could be a remnant of this lamella. The evolved type showing slender, sturdy or compact forms bears a dorsal comb produced by the alignment and standardization of the basal and apical combs. Significant variations are also reported for the internal cavity, internal margin, articular condyle, dorsal and antero-lateral brushes, and tibial broom. The different habitus of the strigil can be correlated with the subdivisions of the ant family. Most subfamilies show a typical evolution of the main body. Many tribes, particularly in the Ponerinae, have developed characteristic specializations. The same traditional taxonomic problems tagged to some taxa also appear in this study; they are briefly discussed in terms of phylogeny. The adaptive evolution of the strigil has followed the differentiation of all the main groups of ants. This fact underlines the essential need of this organ to keep the chemical communication system operational through the antennae.

Introduction

Les antennes des fourmis sont essentielles à leur survie parce qu'elles recèlent les organes sensoriels qui leur permettent de percevoir et d'évaluer chimiquement le monde extérieur, comme de communiquer entre elles (Masson & Brossut, 1981; Passera, 1984). La perte des deux antennes conduit indirectement à une mort rapide. Il s'ensuit que l'entretien de ces organes revêt une importance proportionnelle. L'observation courante permet de constater que les fourmis consacrent effectivement une part importante de leur temps à cette fonction qui est accomplie grâce à des structures spécialisées. Les tibias antérieurs portent, ventralement à l'apex, un strigile qui est un éperon transformé en peigne. Associé au basitarse, il forme un appareil de nettoyage pour les antennes et les pattes. On peut postuler que le strigile s'avère un organe essentiel dont la morphologie a dû suivre l'évolution générale de la famille. La littérature ne nous apprend presque rien à ce sujet dans le cas des fourmis (Wheeler, 1910; Wilson, 1971). Il faut remonter au travail de Gennerich (1922) pour obtenir une brève revue du strigile (de seulement sept espèces de fourmis) dans le cadre d'une étude générale de cet organe chez les Hyménoptères.

Des observations inédites nous ont convaincus de l'intérêt d'entreprendre une étude de morphologie comparée pour comprendre le développement évolutif de cet organe et le cas échéant, en exploiter la valeur taxonomique. Après avoir décrit l'appareil de nettoyage, nous examinons brièvement les variations du strigile observées au sein de la famille. Ces connaissances sont ensuite évaluées et discutées dans une perspective phylogénétique. Il s'agit d'une première esquisse que des données nouvelles permettront d'approfondir.

Matériel et méthodes

Cette analyse repose sur l'étude des ergates, une forme de femelle traditionnellement appelée ouvrière (Loiselle & Francoeur, 1988). Des mâles furent utilisés dans quelques cas.

Les spécimens utilisés ont été prélevés en grande majorité dans la collection André Francoeur (CAF). Des échanges avec le *Museum of Comparative Zoology* de l'Université Harvard (Cambridge, Massachusetts) ont permis d'améliorer la représentativité générale de l'échantillonnage. Les espèces sélectionnées proviennent principalement (>60 %) des Amériques, mais aussi des quatre autres continents. Le tableau I énumère les 99 genres et les 127 espèces pour lesquelles nous avons monté le strigile gauche d'une ergate entre lame et lamelle. Il donne également les 11 genres et le nombre d'espèces (105 au total) dont le strigile fut examiné seulement *in situ* à l'aide d'une loupe stéréoscopique. Cette analyse inclut près du tiers des genres de la famille. À l'exception des Sphecomyrminae fossiles, ce tableau comprend des représentants de toutes les sous-familles reconnues par Wilson (1971) et de la plupart des tribus actuelles selon la liste de Wheeler & Wheeler (1985). En outre, nous avons effectué un survol des spécimens de plusieurs familles d'Hyménoptères dans le but de mieux comprendre les nombreuses variations affichées par le calcar des pattes antérieures chez les membres de cet important ordre d'insectes.

Pour chacune des espèces analysées, nous prélevons le tibia et le tarse gauches d'une ergate. L'opération s'effectue soit sur un spécimen sec monté sur pointe dans le cas d'ergates de taille moyenne ou grande, soit sur un spécimen immergé dans de l'éthanol à 75 % et préalablement assoupli dans une solution de Barber pour les ergates de taille petite ou minuscule. L'ensemble tibia-tarse est déposé dans un bain d'hydroxyde de potassium (KOH 10 %) chauffé doucement pendant 10 minutes. En plus de nettoyer et d'éclaircir les structures, cette étape facilite la séparation du strigile et du tibia. Après rinçage dans de l'eau distillée et déshydratation dans des bains à concentration croissante d'éthanol, l'ensemble est plongé dans de l'huile de clou de girofle pendant 20 minutes. C'est seulement au cours de ce dernier bain que le strigile est séparé du tibia, sinon on risque de le perdre au cours des opérations antérieures. Ce risque est inversement proportionnel à la taille des pièces. Le strigile et le reste de la patte sont ensuite montés séparément sur lames, dans une goutte de solution d'Hoyer.

Les montages sont scellés quelques jours plus tard en appliquant du «Permount» sur le pourtour des lamelles. Ils sont ensuite photographiés en microscopie photonique (photomicroscope II de Zeiss) afin de faciliter la description et la comparaison des pièces montées. Les images en plan latéral fixées sur photomicrographies n'illustrent pas tous les détails tridimensionnels du strigile de façon juste, à cause de la faible profondeur de champ. C'est pourquoi l'examen systématique à la loupe stéréoscopique demeure essentiel. Quelques cas furent soumis à la microscopie électronique à balayage. Il nous fera plaisir de prêter aux personnes intéressées les photos qui ne sont pas incluses dans cet article.

L'appareil de nettoyage des fourmis

L'appareil de nettoyage des pattes antérieures de la fourmi comprend un ensemble de structures

TABLEAU I

Liste des taxons de Formicides examinés

Sous-familles et Genres	*Nombre d'espèces examinées*	*Types de strigile*[1] L	D	P	*Espèces dont le strigile a été monté*	*Origine*	*CAF-No*[2]
Complexe formicoïde							
Nothomyrmeciinae							
Nothomyrmecia	1	X			*N. macrops*	Australie	12331
Aneuretinae							
Aneuretus	1		X		*A. simoni*	Asie	11422
Dolichoderinae							
Azteca	1			X	*A. aurita*	Amérique du Sud	08499
Bothriomyrmex	1			X	*B. hispanicus*	Europe	08816
Conomyrma	2		X		*C. bicolor*	Amérique du Sud	07861
Dolichoderus	5		X		*D. attelaboides*	Amérique du Sud	08221
Dorymyrmex	1			X	*D. planidens*	Amérique du Sud	04798
Engramma	1			X	*E. gowdeyi*	Afrique	11796
Hypoclinea	2		X		*H. lugens*	Amérique du Sud	11795
				X	*H. taschenbergi*	Amérique du Nord	04783
Iridomyrmex	1		X		*I. pruinosus*	Amérique du Nord	06984
Leptomyrmex	3		X		*L. erythrocephalus*	Australie	11406
Liometopum	2		X		*L. microcephalum*	Europe	08222
Tapinoma	1			X	*T. sessile*	Amérique du Nord	10135
Technomyrmex	1			X	*T. albipes*	Océanie	12053
Formicinae							
Acanthomyops	3			X		Amérique du Nord	
Anoplolepis	1			X	*A. custodiens*	Afrique	08674
Brachymyrmex	1			X	*B. depilis*	Amérique du Nord	00021
Camponotus	9			X	*C. acvapimensis*	Afrique	02241
Cataglyphis	4			X	*C. hispanica*	Europe	08832
Colobopsis	1			X	*C.* sp.	Asie	11747
Formica	10			X	*F. glacialis*	Amérique du Nord	10491
				X	*F. podzolica*	Amérique du Nord	00598
				X	*F. pressilabris*	Europe	08859
Gesomyrmex	1			X	*G. chaperi*	Asie	12051
Gigantiops	1			X	*G. destructor*	Amérique du Sud	06239
Lasius	1			X	*L. umbratus*	Europe	06540
Melophorus	1			X	*M. aeneovirens*	Australie	08454
Myrmecorhyncus	1			X	*M. emeryi*	Australie	12048
Myrmoteras	1			X	*M. indicum*	Asie	12049
Oecophylla	1			X	*O. longinoda*	Afrique	07987
Opisthopsis	1			X	*O. naddoni*	Australie	06240
Paratrechina	1			X	*P. concinna*	Amérique du Nord	11573
Plagiolepis	1			X	*P. schmitzi*	Europe	08822
Polyergus	1			X	*P. samurai*	Asie	09237
Polyrhachis	2			X	*P. phyllophilor*	Indonésie	08458
Prenolepis	1			X	*P. imparis*	Amérique du Nord	00901
Complexe ponéroïde							
Myrmeciinae							
Myrmecia	4	X			*M. analis*	Australie	11425
		X			*M. pilosula*	Australie	06962
Pseudomyrmecinae							
Pachysima	1	X			*P. aethiops*	Afrique	11439
Pseudomyrmex	3	X			*P.* sp.	Amérique centrale	07913
Tetraponera	1	X			*T. aitkeni*	Asie	11731

TABLEAU I (suite)

Sous-familles et Genres	*Nombre d'espèces examinées*	*Types de strigile*[1] L	D	P	*Espèces dont le strigile a été monté*	*Origine*	*CAF-No*[2]
Ponerinae							
Amblyopone	1	X			*A. pallipes*	Amérique du Nord	01225
Anochetus	3	X			*A. emarginatus*	Amérique du Sud	11421
Centromyrmex	1	X				Amérique du Sud	
Crapachys	1			X	*C. splendens*	Amérique du Sud	12100
Ectatomma	2	X			*E. ruidum*	Amérique du Sud	12086
Euponera	1	X			*E. stigma*	Amérique centrale	08922
Gnamptogenys	1			X	*G. porcata*	Amérique du Sud	11417
Harpegnathos	1			X	*H.* sp.	Asie	11424
Hypoponera	2			X		Europe et Am. du N.	
Leptogenys	1			X	*L. elongata*	Amérique du Nord	12099
Odontomachus	4	X			*O. clarus*	Amérique du Sud	12088
Pachycondyla	2	X			*P.* sp.	Afrique	10279
Paraponera	1	X			*P. clavata*	Amérique du Sud	02733
Platythyrea	1	X			*P. punctata*	Amérique du Nord	08923
Ponera (femelles)	2			X	*P. coarctata*	Europe	01371
Ponera (mâles)		X					
Proceratium	1			X	*P. micrommatis*	Amérique centrale	11440
Rhytidoponera	5		X		*R. chalybaea*	Australie	09920
Sphinctomyrmex	1			X	*S. imbecillis*	Australie	12050
Typhlomyrmex	1			X		Amérique du Sud	
Leptanillinae							
Leptanilla	1	X[3]			*L. judaica*	Asie	12052
Dorylinae							
Dorylus	2			X	*D. orientalis*	Asie	11418
Ecitoninae							
Cheliomyrmex	1			X	*C. andicola*	Amérique du Sud	08459
Eciton	3			X	*E. vagans*	Amérique du Sud	12076
Labidus	2			X		Amérique du Sud	
Neivamyrmex	4			X	*N. californicus*	Amérique du Nord	06033
Nomamyrmex	1			X		Amérique du Sud	
Myrmicinae							
Acromyrmex	2			X		Amérique du Sud	
Anergates	1		X		*A. atratulus*	Europe	06397
Aphaenogaster	5		X		*A. gibbosa*	Europe	02351
			X		*A. occidentalis*	Amérique du Nord	09319
Atta	3			X	*A.* sp.	Amérique du Sud	00933
Cardiocondyla	1			X	*C. emeryii*	Amérique centrale	09417
Chalepoxenus	2			X	*C. muellerianus*	Europe	10055
				X	*C. insubricus*	Europe	08208
Crematogaster	5			X	*C. cerasi*	Amérique du Nord	02138
				X	*C. sanguinea*	Amérique centrale	08930
Cyphomyrmex	1			X	*C. rimosus*	Amérique du Sud	07947
Daceton	1			X		Amérique du Sud	
Ephebomyrmex	1			X	*E.* sp.	Amérique du Sud	00944
Epimyrma	1			X	*E. goesswaldi*	Europe	10053
Formicoxenus	2		X		*F. diversipilosus*	Amérique du Nord	10087
Harpagoxenus	2		X		*H. canadensis*	Amérique du Nord	11123
Hylomyrma	2			X		Amér. cent. et du Sud	
Leptothorax	3		X		*L. acervorum*	Amérique du Nord	09899
			X		*L. gredleri*	Europe	10080
			X		*L. sphagnicolus*	Amérique du Nord	09526
Macromischa	2			X	*M. iris*	Amérique centrale	09440

TABLEAU I (suite et fin)

Sous-familles et Genres	*Nombre d'espèces examinées*	*Types de strigile*[1] L	D	P	*Espèces dont le strigile a été monté*	*Origine*	*CAF-No*[2]
Manica	2			X	*M. mutica*	Amérique du Nord	05866
				X	*M. rubida*	Europe	08702
Messor	2		X		*M. structor*	Europe	04746
			X		*M.* sp.	Asie	05326
Monomorium	2		X		*M. viridum*	Amérique du Nord	06950
			X		*M. pharaonis*	Amérique du Nord	04706
Myrafant[4]	4			X	*M. nevadensis*	Amérique du Nord	09533
				X	*M. flavicornis*	Europe	10049
Myrmecina	2			X	*M. americana*	Amérique du Nord	02923
				X	*M. graminicola*	Europe	04724
Myrmica	13		X		*M. incompleta*	Amérique du Nord	08949
			X		*M. rubra*	Europe	03737
Myrmicaria	2		X		*M. rufiventris*	Afrique	08215
Myrmicocrypta	1			X	*M.* sp.	Amérique du Sud	00997
Myrmoxenus	1			X	*M. microocellatus*	Europe	10054
Nesomyrmex[4]	3		X		*N. angulatus*	Afrique	10158
			X		*N. echinatinodis*	Amérique du Sud	12419
			X		*N. wilda*	Amérique du Nord	10157
Ocymyrmex	4			X		Afrique	
Paracryptocerus	1			X	*P.* sp.	Amérique du Sud	00976
Pheidole	4			X	*P.* sp.	Afrique	06587
			X		*P.* sp.	Amérique du Sud	00949
Podomyrma	3			X		Australie	
Pogonomyrmex	6			X	*P. californicus*	Amérique du Nord	06036
Pristomyrmex	1			X	*P. africanus*	Afrique	08652
Protomognathus[4]	1			X	*P. americanus*	Amérique du Nord	07449
Rhoptromyrmex	1		X		*R. globulinodis*	Afrique	08043
Serrastruma	1			X	*S.* sp.	Afrique	04662
Smithistruma	2			X	*S. ornata*	Amérique du Nord	06018
				X	*S. weberi*	Afrique	04656
Solenopsis	3		X		*S. fugax*	Europe	01364
			X		*S. molesta*	Amérique du Nord	00449
			X		*S.* sp.	Amérique du Sud	00928
Stenamma	2		X		*S. diecki*	Amérique du Nord	00821
			X		*S. schmittii*	Amérique du Nord	01229
Strongylognathus	1		X		*S. huberi*	Europe	07858
Strumigenys	2			X	*S. dextra*	Afrique	04570
				X	*S. rufobrunnea*	Afrique	04579
Tetramorium	2		X		*T. gabonensis*	Afrique	08654
Trachymyrmex	3			X	*T. cubaensis*	Amérique centrale	08925
				X	*T. septentrionalis*	Amérique du Nord	06842
				X	*T.* sp.	Amérique du Sud	00962
Triglyphothrix	3		X		*T. gabonensis*	Afrique	08654
			X		*T. gestroi*	Afrique	08655
			X		*T. pacifica*	Océanie	08033
Veromessor	2		X		*V. andrei*	Amérique du Nord	06037
			X		*V. pergandei*	Amérique du Nord	06035
Wasmannia	1		X		*W. auropunctata*	Amérique du Nord	09650
Zacryptocerus	2			X	*Z.* sp.	Amérique du Sud	00941

[1] L: strigile avec lamelle; D: strigile avec dent basale; P: strigile sans lamelle, ni dent basale.
[2] CAF: Collection A. Francoeur.
[3] Strigile avec lamelle, mais exceptionnellement sans peigne apical.
[4] Sous-genres élevés au rang de genre dans Francoeur *et al.* (en préparation).

tibio-tarsales qui assurent le nettoyage principalement des antennes, mais aussi des pattes et de certaines parties du corps. Les deux principales sont le strigile tibial et le peigne basitarsal. Au repos, cet appareil reste largement ouvert.

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DU STRIGILE

Le strigile est un éperon modifié en un organe de toilette qui s'articule ventralement à l'apex du tibia des pattes antérieures de l'insecte.

Éléments constitutifs

Les différents éléments que nous reconnaissons dans le strigile sont illustrés à l'aide d'une forme primitive (fig. 1) et d'une forme évoluée (fig. 2). Ces schémas représentent une vue latérale de strigile en position naturelle, dont les coordonnées spatiales par rapport à l'axe du corps de l'insecte sont les extrémités proximale et distale, les marges ventrale et dorsale, les faces antérieure et postérieure. Sauf indication contraire, la description se fait à partir du profil latéral.

On considère la ligne reliant le condyle articulaire à l'extrémité distale comme l'axe d'équilibre du strigile en vue latérale (fig. 1-2). Le *corps principal* ou lame (*lamina strigilis*) est longitudinalement affecté par une sinuosité plus ou moins forte, décelable *in situ* en vue ventrale (fig. 4); latéralement comprimé et courbé, il offre une concavité opposée au basitarse. Il comprend deux parties, une *base* et un *apex*, qui ne sont pas toujours nettement distinguables dans un profil latéral au microscope ou sur photographie, mais repérables *in situ* grâce aux discontinuités des courbures. Le plus souvent limitée à la base, il existe une *cavité interne* s'ouvrant à l'intérieur du tibia; son volume et l'importance des parois varient. On distingue un canal dorsal qui semble déboucher vers l'extérieur chez des formes primitives comme *Nothomyrmecia macrops* (fig. 1, 6) et les *Myrmecia* (fig. 30-31), ainsi que chez quelques Ponérines (*Euponera* et *Ectatomma*, fig. 34, 41). Une marge ventrale longue et sans particularité fait suite à un *condyle articulaire* qui s'insère dans une loge apico-ventrale du tibia. Par contre, la marge dorsale apparaît plus complexe. La base offre d'abord une *marge interne* qui ne supporte rien, suivie soit d'une *lamelle* mince, soit d'un *peigne*, jamais les deux en même temps. Parfois une *brosse dorsale*, formée de poils allongés originant de la face postérieure, accompagne la lamelle; ces poils se distinguent nettement de la pubescence normale de cette face. Une *dent* marque assez souvent l'extrémité antérieure du peigne. L'assise de ce dernier, faiblement chitinisée, mince et souvent translucide, est appelée *zone lamelliforme*. L'apex supporte uniquement un peigne. On nomme *peigne dorsal* l'ensemble uniformisé et intégré que constituent le *peigne basal* et le *peigne apical*. Les deux faces de la lame affichent une abondance différente de poils. La pilosité de la face antérieure est forte et généralement dense. Un alignement

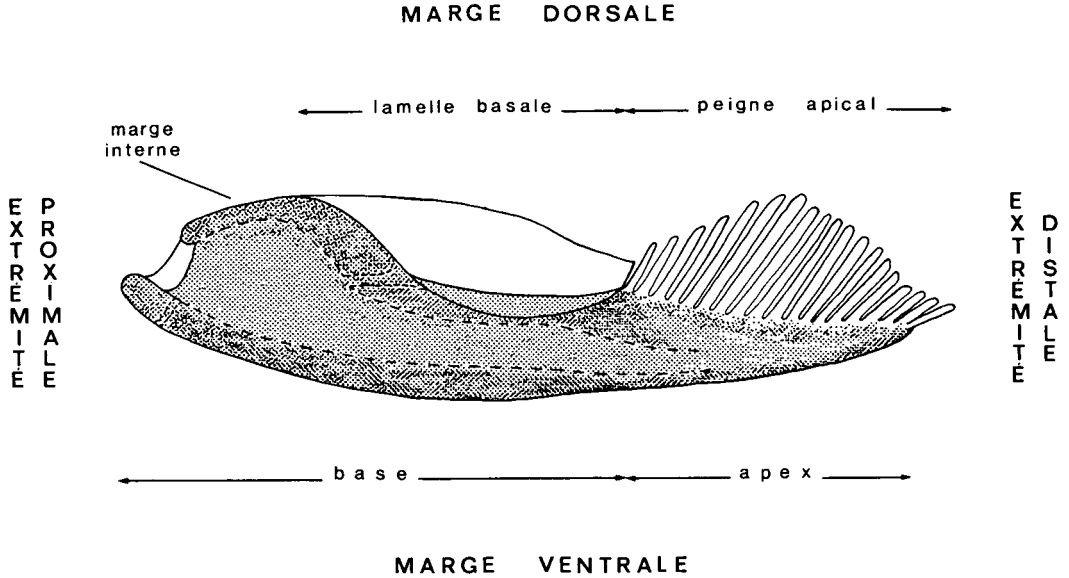


Figure 1. Vue latérale schématique du strigile de *Nothomyrmecia macrops*, en position naturelle. En grisé, corps principal ou lame. En trait brisé, cavité interne avec un canal dorsal débouchant au pied de la lamelle. Pilosité omise.

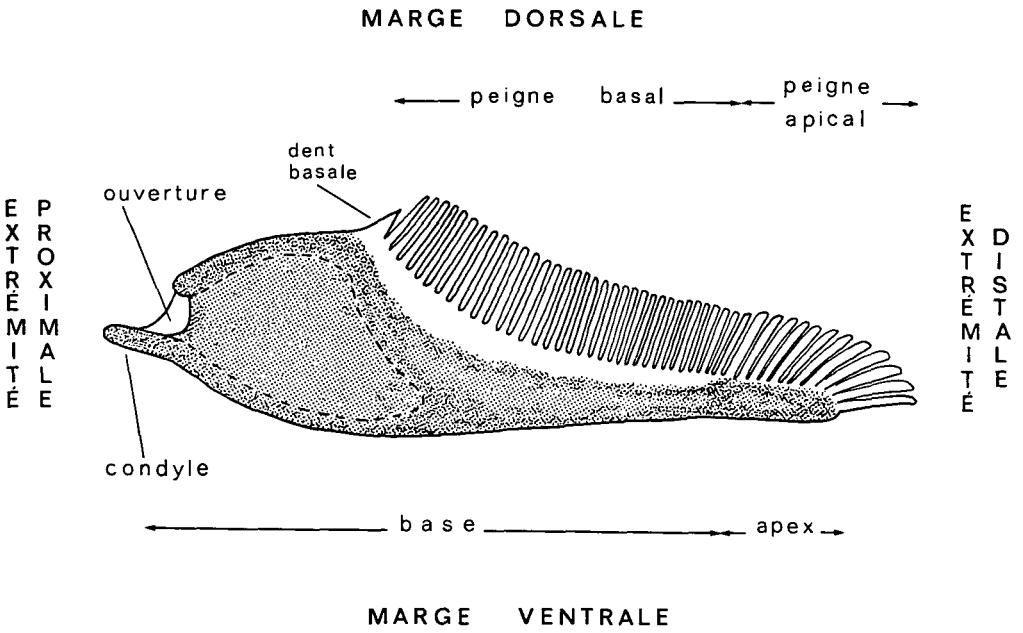


Figure 2. Vue latérale schématique d'un strigile intégré, en position naturelle, d'après le genre *Myrmica*. En grisé, corps principal. En trait brisé, cavité interne. Sous le peigne basal, zone lamelliforme translucide. Dents du peigne apical légèrement exagérées.

et un allongement des poils médians forment parfois une *brosse antéro-latérale*. Un *râteau* composé de denticules chitineux peut la remplacer ou s'y ajouter. La face postérieure offre une pubescence clairsemée dont les poils sont le plus souvent couchés.

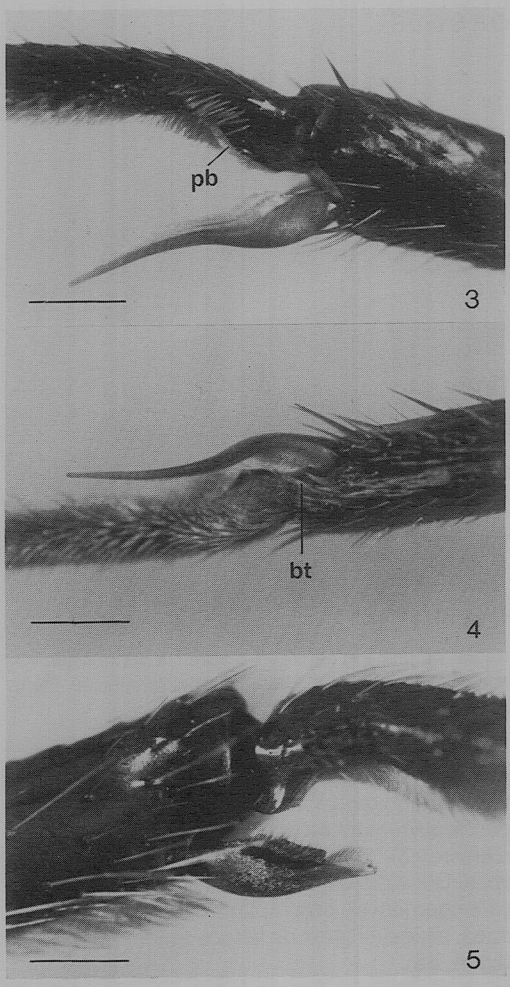
Types de strigile

Tous ces éléments structuraux offrent des variations dans leur forme, leurs dimensions ou leur nombre. À l'échelle de la famille, on peut distinguer trois types fondamentaux de strigile: (1) avec lamelle basale et peigne apical se rencontrant seulement chez des fourmis reconnues comme primitives; (2) avec peigne dorsal et dent basale; (3) avec peigne dorsal et sans dent basale. Pour chacun, le corps principal peut être effilé, trapu ou compact. La taille de l'espèce affecte parfois ce jeu de formes.

RELATION DU STRIGILE AVEC LE BASITARSE

Le *peigne basitarsal* vient s'opposer en partie à la marge dorsale du strigile. Il est constitué d'une rangée de soies courtes et raides, penchées vers la face postérieure, alignées sur une courbe plus ou moins prononcée du corps du basitarse (fig. 3, 5, 10, 47, 56). Ce peigne borde une concavité à marge arrondie, diversement ouverte, lisse ou recouverte en partie d'une fine pubescence; cette structure, quelque peu spiralée, reçoit l'antenne lors du nettoyage. Celle-ci n'est pas brossée perpendiculairement au basitarse mais avec un angle d'environ 30° de sorte que l'antenne frôle le *balai tibial*. Cet autre organe de nettoyage est formé par l'allongement de poils aplatis et quelque peu spatulés, situés à l'apex de la face antérieure du tibia (fig. 4, 56).

L'examen de l'appareil de nettoyage des différentes sous-familles de Formicides révèle de nombreuses variations. Par exemple, le balai tibial est exceptionnellement absent chez les Dorylines et les Écitonines, alors qu'il est parfois très développé chez les Dolichodérines. Chez *Leptomyrmex erythrocephalus* par exemple, la zone du balai tibial est très précisément délimitée par une dépression de forme triangulaire dans la cuticule du tibia. Cette dernière est recouverte d'une pubescence allongée qui se démarque de la pubescence environnante, fine et très courte. On trouve des situations analogues dans d'autres genres de Dolichodérines. De plus, cette dépression se situe immédiatement au-dessus des insertions du basitarse et du strigile, renforçant l'hypothèse que le balai tibial est bel et bien utilisé pour le nettoyage des antennes. Nous avons observé des variations plus ou moins importantes sur d'autres structures associées au tibia ou au basitarse des pattes antérieures: jeux au point d'insertion du strigile sur



Figures 3-5. Macrophotographies de l'appareil de nettoyage. Échelle : 0,5 mm. Figures 3-4. *Camponotus gigas* : 3, vue de la face postérieure de l'articulation tibio-tarsale montrant un appareil de nettoyage bien ouvert; le peigne basitarsal (pb) est très incliné postérieurement; une forte pubescence recouvre la face ventrale du basitarse, à gauche et à l'arrière du peigne; 4, vue ventro-latérale de l'appareil; la base du strigile présente une courbure accentuée; le balai tibial (bt) est peu évident. Figure 5. *Paraponera clavata*. Vue de la face postérieure de l'appareil de nettoyage; on peut voir une brosse dorsale, une lamelle et un peigne apical sur la marge dorsale du strigile (voir aussi fig. 40).

l'apex tibial, importance relative du peigne basitarsal, etc. Ces données seront exploitées ultérieurement.

Variations dans les sous-familles

La présentation et l'analyse des résultats suivent la phylogénie de Taylor (1978), qui reconnaît dans la famille des Formicides un complexe formicoïde et un complexe ponéroïde. Il s'agit d'une modification du système proposé par Brown en 1954.

LE COMPLEXE FORMICOÏDE

Nothomyrmeciinae (fig. 6)

Le strigile de *Nothomyrmecia macrops*, la fourmi vivante reconnue comme la plus primitive, présente un corps principal robuste et allongé. La base possède une lamelle basse et une cavité interne qui se prolonge dans l'apex. Il existe un conduit dorsal qui semble mettre en communication la cavité interne et une gouttière apparente longeant l'assise de la lamelle. L'apex, long et légèrement courbé, porte un peigne à la marge dorsale, convexe par suite de la variation ordonnée de la longueur des dents; les dernières se rabattent vers l'extrémité apicale. Une haute brosse antéro-latérale, à poils très longs, accompagne ce peigne. On notera qu'elle obscurcit quelque peu le peigne apical à la figure 6.

Le balai tibial est peu développé.

Aneuretinae (fig. 7)

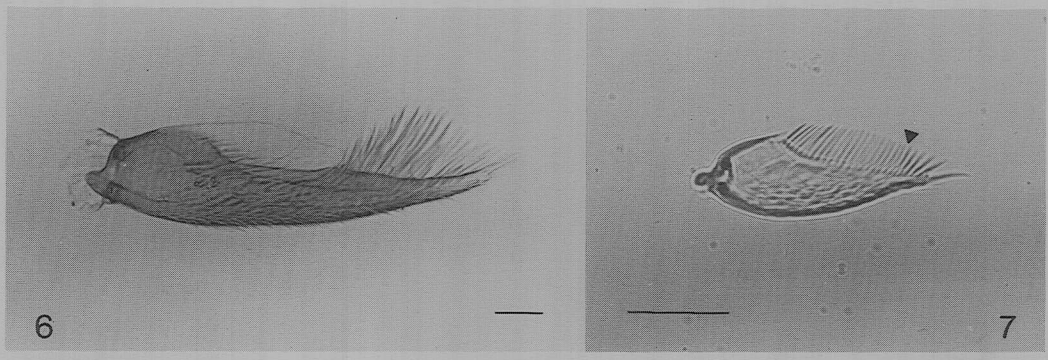
Le strigile d'*Aneuretus simoni* est peu chitinisé, court et compact. La base qui constitue la plus grande partie du corps principal apparaît élevée par rapport à l'axe d'équilibre et porte une petite dent basale ainsi qu'un peigne bien développé. L'apex fortement réduit se distingue difficilement de la base; son peigne ne comporte qu'une demi-douzaine de dents environ. La marge ventrale est convexe. Les deux faces latérales sont recouvertes d'une faible pubescence. Il n'y a pas de brosse antéro-latérale.

Le balai tibial est très développé comme chez les Dolichodérines.

Formicinae (fig. 8-21)

Nous avons examiné une vingtaine de genres représentatifs qui n'offrent qu'un seul type de strigile, celui dont le corps principal porte uniquement un peigne dorsal (tableau I). Cependant, on peut identifier trois formes distinctes : effilée, trapue et compacte.

Chez les trois, l'ouverture de la cavité interne apparaît à peu près perpendiculaire à l'axe d'équilibre de la pièce, sauf chez les genres *Myrmoteras* et *Gigantiops* où elle accuse un angle plus aigu (fig. 8, 16). L'importance de la pilosité sur la face antérieure demeure variable. On note la présence quasi constante d'une brosse antéro-latérale plus ou moins forte. Elle est peu organisée chez *Brachymyrmex depilis* (fig. 21).



Figures 6-7. Strigiles. Échelle: 50 μm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 6. *Nothomyrmecia macrops*. 7. *Aneuretus simoni*.

Le corps principal de la forme effilée comporte une base bien développée et un apex souvent long et pointu. La marge ventrale présente une sinusoïde étirée. Cette forme se rencontre chez la majorité des genres examinés dont les plus typiques sont *Camponotus* (fig. 3, 4), *Melophorus* et *Cataglyphis* (fig. 9, 11). En vue ventrale, on distingue une base fortement courbée suivie d'un apex long et droit, d'où une discontinuité longitudinale évidente. Chez plusieurs espèces, il est possible de distinguer une zone lamelliforme sous le peigne basal. Le peigne apical comprend souvent plus d'une vingtaine de dents. Ce dernier n'atteint pas la pointe de l'apex chez *Cataglyphis*. La marge interne du strigile chez le genre *Oecophylla* (fig. 19) se redresse pour former une aire triangulaire avec la zone lamelliforme, à la manière des Dolichodérines.

Les strigiles ont une forme trapue chez *Colobopsis* (fig. 12), *Myrmecorhynchus* (fig. 18), *Gesomyrmex* (fig. 20) et *Lasius*. Généralement, la base est plus haute, la cavité interne plus courte; l'apex moins allongé supporte une quinzaine de dents. Les dents du peigne dorsal sont plus longues que celles des strigiles effilés.

Si l'on examine plus particulièrement la base du strigile, le condyle articulaire et l'ouverture de la cavité interne, ces deux premières formes se comparent facilement avec le strigile de *Nothomyrmecia macrops*.

Enfin, les genres *Brachymyrmex* (fig. 21), *Prenolepis* et *Paratrechina*, trois genres appartenant à la tribu des Brachymyrmecini selon Wheeler & Wheeler (1985), et *Plagiolepis* ont des strigiles beaucoup plus compacts. La base du corps principal est très élevée comparativement à sa longueur; de profil et par transparence, la partie du plafond de la cavité située sous la marge interne est très mince si on la compare à celle des strigiles des deux autres formes. L'apex très court se distingue difficilement de la base et porte au plus une douzaine de dents. Les dents du peigne dorsal sont longues.

Le balai tibial reste bien développé dans tous les genres.

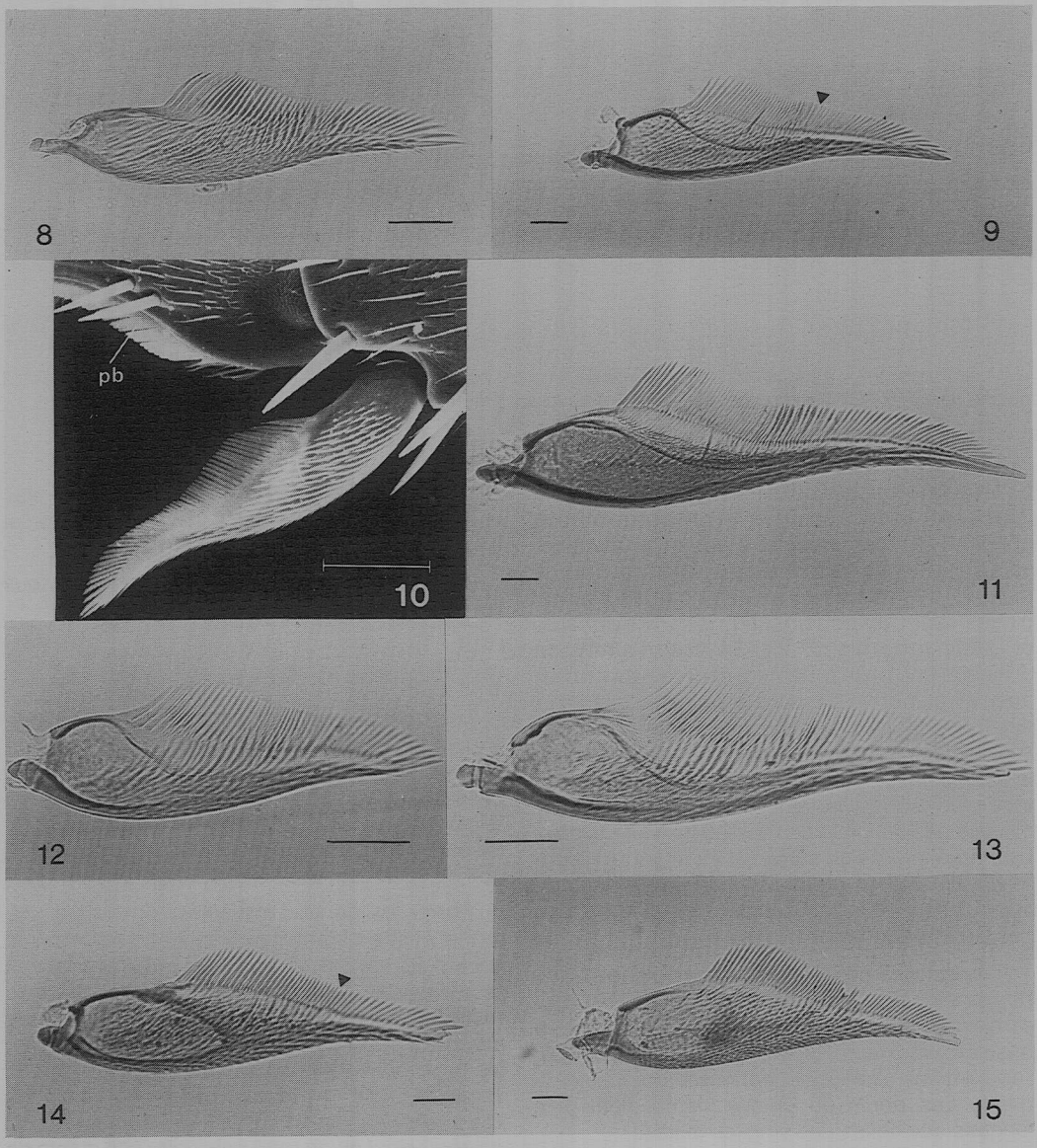
Dolichoderinae (fig. 22-29)

Le strigile des Dolichodérines se caractérise par une marge interne rectiligne, parfois très courte et présentant un angle d'environ 45° (parfois plus) avec l'axe d'équilibre de la pièce. L'ouverture de la cavité interne tend à s'aligner sur cette pente. La base est plus ou moins élevée et pourvue ou non d'une dent à l'extrémité antérieure du peigne.

Parmi les genres examinés, on trouve une forme effilée caractérisée par un apex long et pointu (*Dorymyrmex*, fig. 25) et quelques formes plus trapues. L'assise du peigne dorsal peut être rectiligne, concave ou ondulée. Chez *Hypoclinea lugens* (fig. 24), la dent basale apparaît énorme; les premières dents du peigne basal sont larges et plates avec une base bizarrement sculptée. Chez *Leptomyrmex* (fig. 26) et *Dorymyrmex*, le peigne apical ne se rend pas jusqu'à la pointe de l'apex. L'importance de la pilosité sur la face antérieure varie avec les taxons. La brosse antérolatérale reste faible, voire absente comme chez *Engramma* (fig. 29).

On observe des ressemblances intéressantes entre les strigiles effilés des genres *Dorymyrmex* et *Cataglyphis* (Formicine): courbure semblable de la marge ventrale, même type de condyle articulaire, apex plus long que le peigne apical, même apparence du peigne dorsal. Seule différence importante, la marge interne est beaucoup plus courte et dressée chez *Dorymyrmex*.

Le balai tibial est particulièrement bien développé chez les Dolichodérines. Il est associé à une



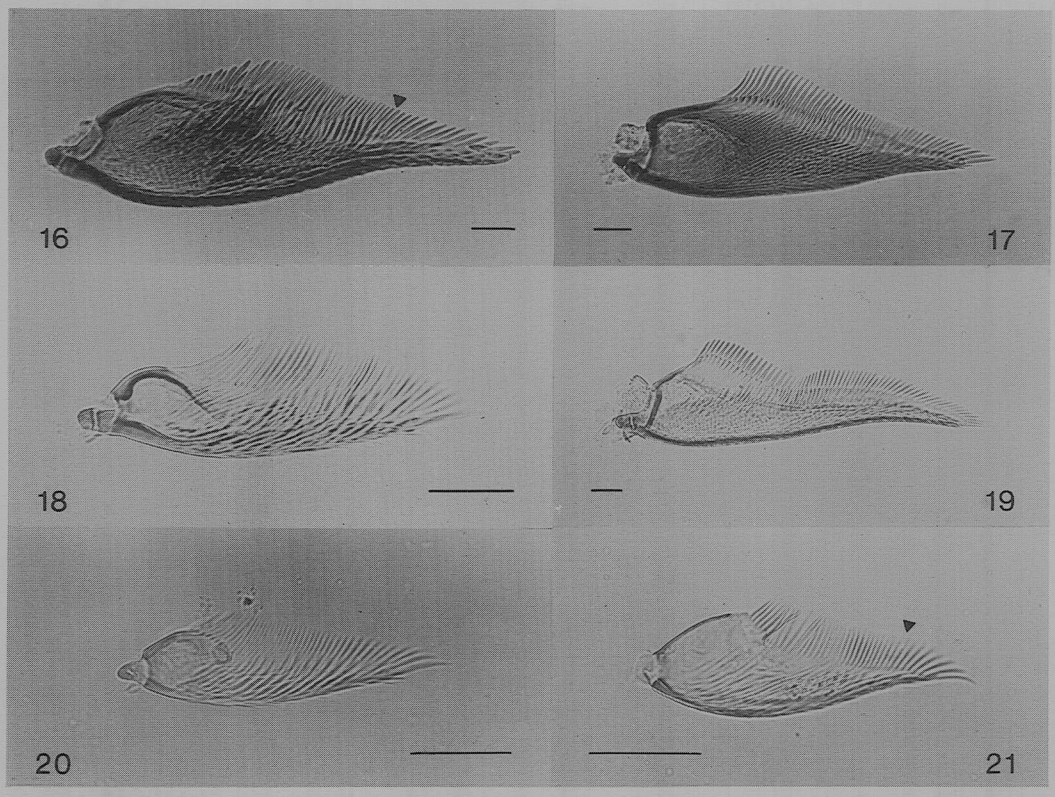
Figures 8-15. Strigiles de Formicines. Échelle : 50 µm (sauf à la figure 10). Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 8. *Myrmoteras indicum*. 9. *Melophorus aeneovirens*. 10. *Formica glacialis*, microphotographie électronique d'une vue postérieure ; pb, peigne basitarsal. Le trait blanc vaut 100 µm. 11. *Cataglyphis hispanica*. 12. *Colobopsis* sp. 13. *Opisthopsis naddoni*. 14. *Polyergus samurai*. 15. *Anoplolepis custodiens*.

dépression triangulaire plus ou moins allongée, située à l'apex du tibia. Cette dépression est contiguë à la face antérieure concave du strigile. Le balai tibial se trouve ainsi bien mis en évidence en particulier chez *Leptomyrmex erythrocephalus, L. fragilis, Dolichoderus attelaboides* et *Liometopum apiculatum*.

LE COMPLEXE PONÉROÏDE

Myrmeciinae (fig. 30-31)

Les quatre espèces étudiées offrent un modèle assez uniforme de strigile. Le corps principal robuste possède une base courte et plus ou moins



Figures 16-21. Strigiles de Formicines. Échelle : 50 μm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 16. *Gigantiops destructor*. 17. *Polyrhachis phyllophilor*. 18. *Myrmecorhyncus emeryi*. 19. *Oecophylla longinoda*. 20. *Gesomyrmex chaperi*. 21. *Brachymyrmex depilis*.

élevée, suivie d'un apex très fort et plus ou moins allongé. L'extrémité proximale de la marge ventrale forme un bourrelet associé à un léger étranglement de la base, tout près du condyle articulaire.

La base porte une courte lamelle de forme variable. Le plafond de la cavité interne comporte une grande ouverture sur l'assise de la lamelle. L'apex présente une large courbure selon l'axe longitudinal et supporte un long peigne à dents le plus souvent rigides. Une forte brosse antéro-latérale double le peigne apical.

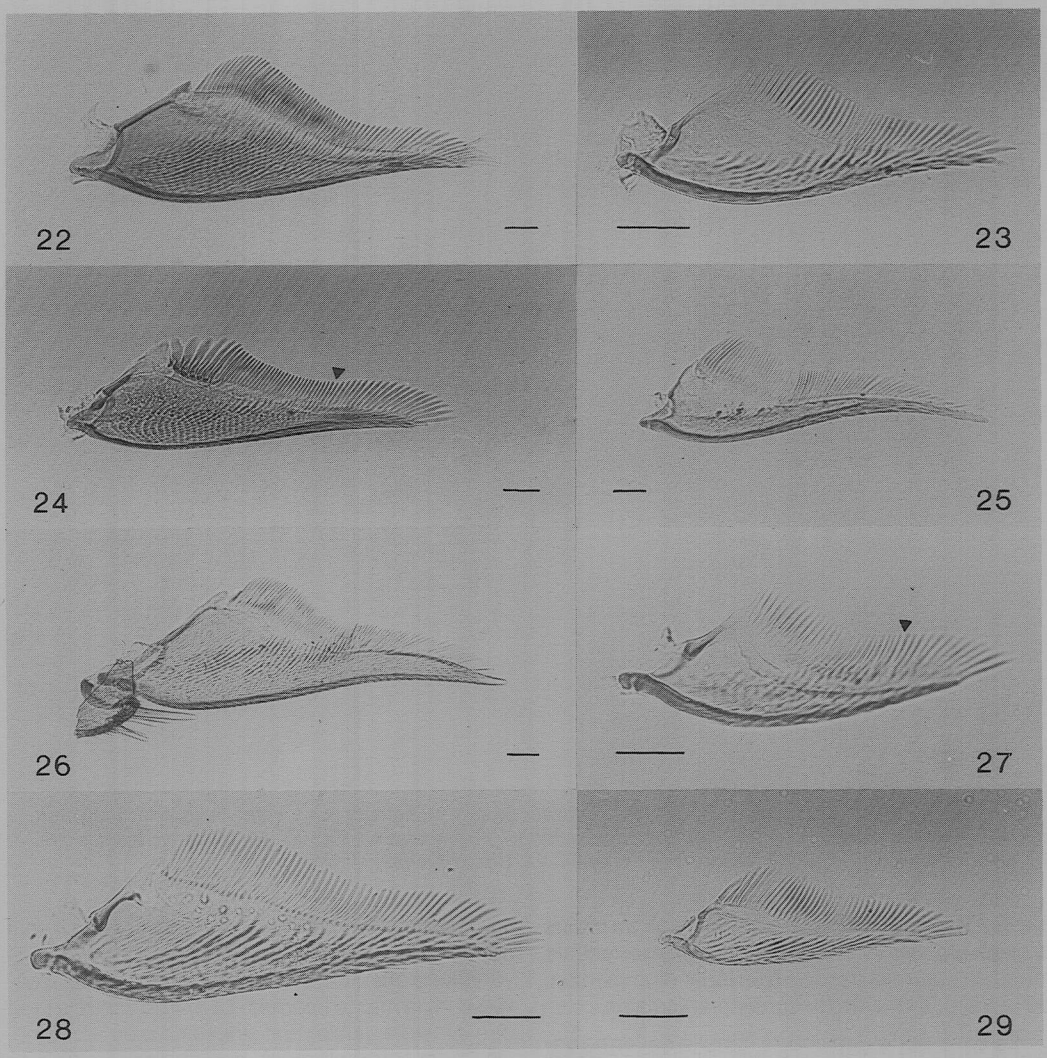
Le balai tibial est présent.

Ponerinae (fig. 32-43)

Les trois types fondamentaux de strigile se rencontrent dans cette sous-famille avec une importance respective très inégale. La forme est généralement trapue, rarement effilée. Le développement du corps principal déborde plus ou moins ventralement selon l'axe d'équilibre, ce qui influence l'habitus de la pièce.

La base offre une grande diversité de formes dans cette sous-famille : lancéolée, triangulaire, cultriforme. Tantôt elle s'allonge du côté proximal (fig. 35, 40, 42), tantôt du côté distal (fig. 38). Ces variations affectent directement la forme de la cavité et de la marge internes. La marge ventrale peut être convexe, faiblement sinusoïdale ou rectiligne. Un léger étranglement caractérise l'extrémité proximale ; il est plus apparent ventralement, près du condyle articulaire. Lorsque présente, la lamelle basale offre des formes différentes. Une brosse dorsale l'accompagne parfois. L'apex demeure en général peu développé et plus ou moins distinct ; il est bien évident chez les genres *Amblyopone* et *Paraponera* (fig. 32, 40). La taille et le nombre des dents du peigne apical varient d'un genre à l'autre. Le peigne dorsal montre des arrangements différents suscités par des modifications du corps principal. La zone lamelliforme est assez visible chez *Leptogenys elongata* (fig. 39). Une brosse antéro-latérale plus ou moins forte existe en général. On note la présence d'une dent basale chez un seul des genres examinés, *Rhytidoponera* (fig. 42).

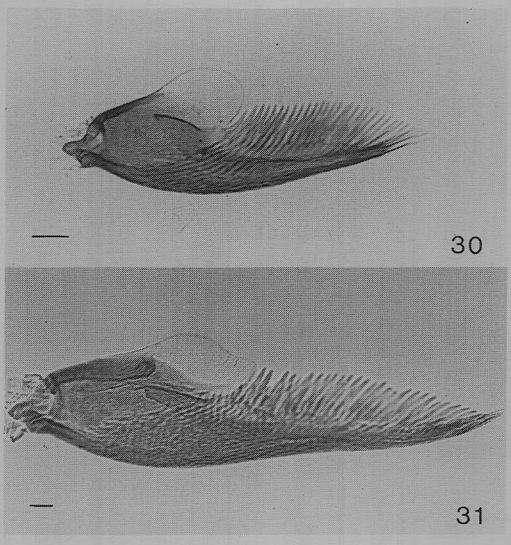
Parmi les genres dont le strigile possède une lamelle, on peut distinguer deux sous-ensembles.



Figures 22-29. Strigiles de Dolichoderines. Échelle : 50 µm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 22. *Dolichoderus attelaboides*. 23. *Hypoclinea taschenbergi*. 24. *H. lugens*. 25. *Dorymyrmex planidens*. 26. *Leptomyrmex erythrocephalus*. 27. *Azteca aurita*. 28. *Liometopum microcephalum*. 29. *Engramma gowdeyi*.

Un premier groupe, composé d'*Odontomachus* (fig. 33), d'*Anochetus*, d'*Euponera* (fig. 34), de *Centromyrmex* et de *Pachycondyla*, présente un apex plus ou moins allongé, recourbé chez les deux premiers genres, droit chez les trois autres. La lamelle basale et le peigne apical ont une importance comparable. Chez les Odontomachini, la lamelle montre une profonde échancrure alignée sur la courbure de la base.

Par contre, chez les genres *Amblyopone, Paraponera, Ectatomma* et *Platythyrea* (fig. 32, 40, 41, 43), la base est très développée par rapport à l'apex qui représente le quart ou moins de la longueur totale du strigile. La lamelle reste bien développée chez *Amblyopone* et *Paraponera*, alors qu'elle est réduite chez *Ectatomma* et vestigiale chez *Platythyrea*. Sauf chez *Amblyopone*, une grande brosse dorsale accompagne cette lamelle. Cette brosse présente un alignement, semblable à celui d'un peigne, de poils fins et serrés chez *Platythyrea*, de poils robustes et plus espacés chez *Paraponera*. Elle est beaucoup plus courte chez *Ectatomma*, masquant une lamelle très basse. Cette dernière est exceptionnellement suivie d'un court peigne basal et du peigne apical. Le peigne



Figures 30-31. Strigiles de Myrméciines. Échelle: 50 μm. 30. *Myrmecia pilosula*. 31. *M. analis*.

apical comprend des dents larges et aplaties chez *Paraponera*, étroites et spatulées chez *Platythyrea*.

Un bon nombre de genres ont des strigiles sans lamelle basale (tableau I). Malgré leur forme variable, ils ont tous un apex court. Le corps principal porte un peigne dorsal passablement uniforme; la limite entre le peigne basal et le peigne apical s'avère parfois difficile à préciser. On la reconnaît par la longueur et la largeur différentes des dents, ainsi que par la courbure inverse de l'apex par rapport à celle de la base. Chez *Rhytidoponera* (fig. 42), une brosse dorsale courte et faible, à poils longs, borde la dent basale. Un dimorphisme sexuel singulier et important se manifeste dans le genre *Ponera*: le strigile des mâles (fig. 36) exhibe une lamelle basale au lieu d'un peigne comme chez les femelles (fig. 37).

Le balai tibial, plus ou moins développé, reste le plus souvent présent. Il est absent dans les genres *Sphinctomyrmex* et *Cerapachys* (Cérapachyines de certains auteurs).

Pseudomyrmecinae (fig. 44-46)

Le strigile de cette sous-famille apparaît de forme trapue. La marge interne est redressée donnant une allure triangulaire et plus ou moins arquée au corps principal. L'ouverture de la cavité interne est plus grande chez *Pachysima* (fig. 44). Très développée, la base supporte une longue lamelle basse doublée sur toute sa longueur d'une brosse dorsale. L'alignement et le renforcement des poils la rendent similaire à un peigne chez les genres *Pseudomyrmex* et *Tetraponera* (fig. 45, 46). Le peigne apical se distingue par la largeur et l'orientation de ses dents et aussi par sa courbure. Le condyle articulaire court demeure en continuité avec la marge ventrale. La brosse antéro-latérale apparaît bien formée seulement chez *Pachysima*.

Le balai tibial est présent.

Leptanillinae (fig. 47)

Selon Wheeler & Wheeler (1985), les Leptanillines comptent quatre genres. Jusqu'à maintenant, le strigile de *Leptanilla judaica*, seule espèce étudiée dans cette sous-famille, s'avère tout à fait exceptionnel chez les Formicides en ce qu'il est dépourvu de peigne apical.

Globalement le strigile est compact, triangulaire, avec une marge ventrale presque droite. La base est massive et très élevée par rapport à sa longueur. Elle porte une courte lamelle fortement découpée en deux grosses dents. L'assise de cette lamelle est légèrement courbée. L'apex est très court, semble conique et ne porte qu'une fine pubescence. Il n'y a pas de brosse antéro-latérale.

Le balai tibial est absent.

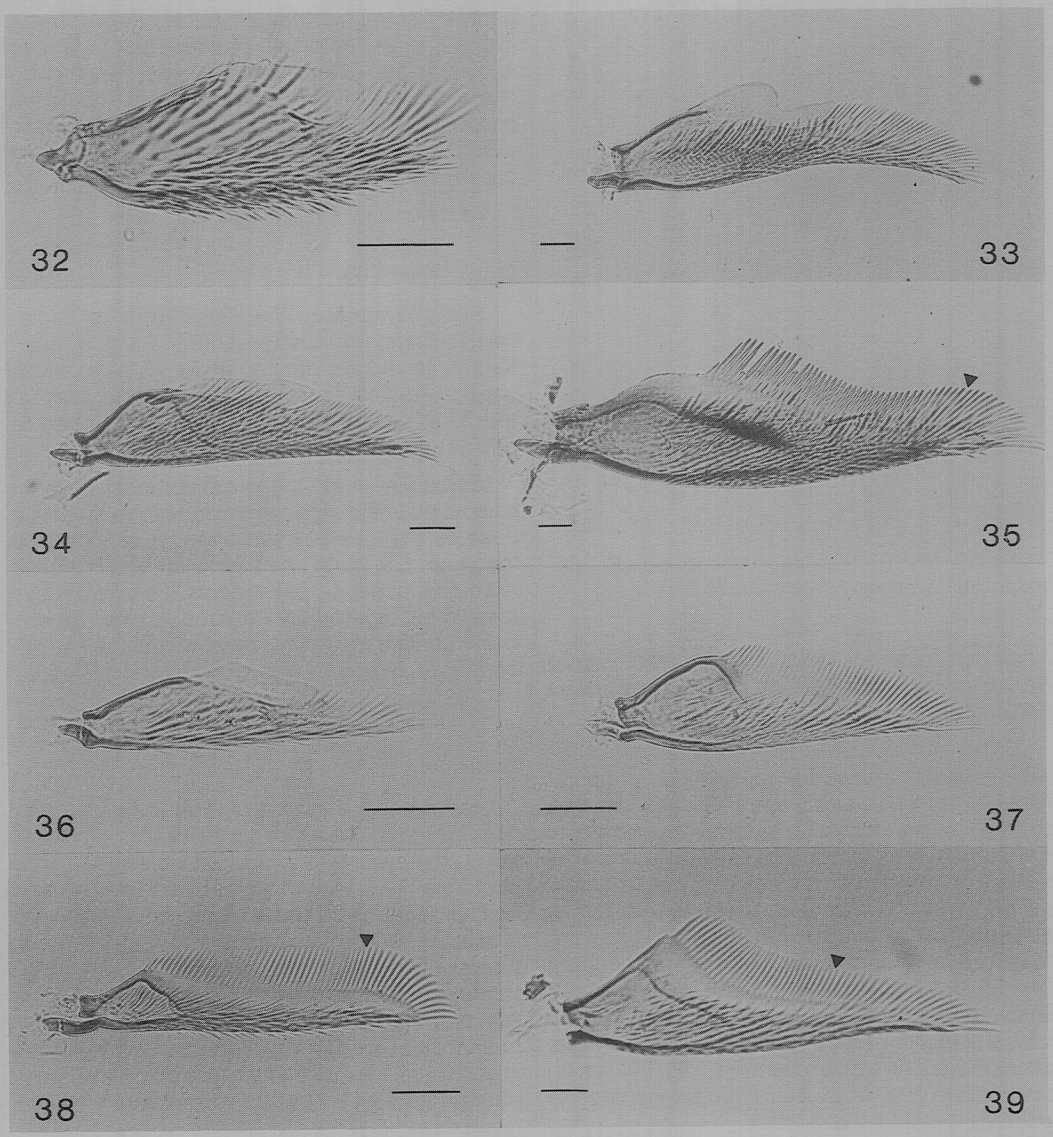
Dorylinae (fig. 48)

Les seules espèces examinées, *Dorylus orientalis* et *D. laevigatus*, présentent un strigile trapu très semblable: corps principal de forme subtriangulaire, à sommet arrondi et à marge ventrale légèrement convexe, équipé d'un condyle articulaire robuste. La base élevée possède une marge interne longue et porte un peigne régulier, formé de dents longues; l'étranglement proximal est peu marqué. La cavité interne à parois épaisses possède une ouverture petite. L'apex très court et droit, peu différencié, porte une dizaine de dents larges. Il n'y a pas de brosse antéro-latérale.

Le balai tibial est absent.

Ecitoninae (fig. 49-51)

Les onze espèces étudiées (tableau I) ont toutes la même forme caractéristique de strigile se classant à la limite dans le type effilé. Fortement chitinisé, le corps principal est effilé et correspond à la zone sombre bien visible en particulier sur la figure 50. L'étranglement proximal de la base est très prononcé, nettement visible ventralement. La cavité interne de dimensions réduites est orientée ventralement. La marge interne fait un angle de 45° par rapport à l'axe d'équilibre, permettant la formation d'un grand triangle au début de la zone lamelliforme, dont la limite dorsale prend la forme d'une concavité plus ou moins forte selon les



Figures 32-39. Strigiles de Ponérines. Échelle: 50 μm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 32. *Amblyopone pallipes*. 33. *Odontomachus clarus*. 34. *Euponera stigma*. 35. *Harpegnathos* sp. 36. *Ponera coarctata*, mâle. 37. *P. coarctata*, ergate. 38. *Sphinctomyrmex imbecillis*. 39. *Leptogenys elongata*.

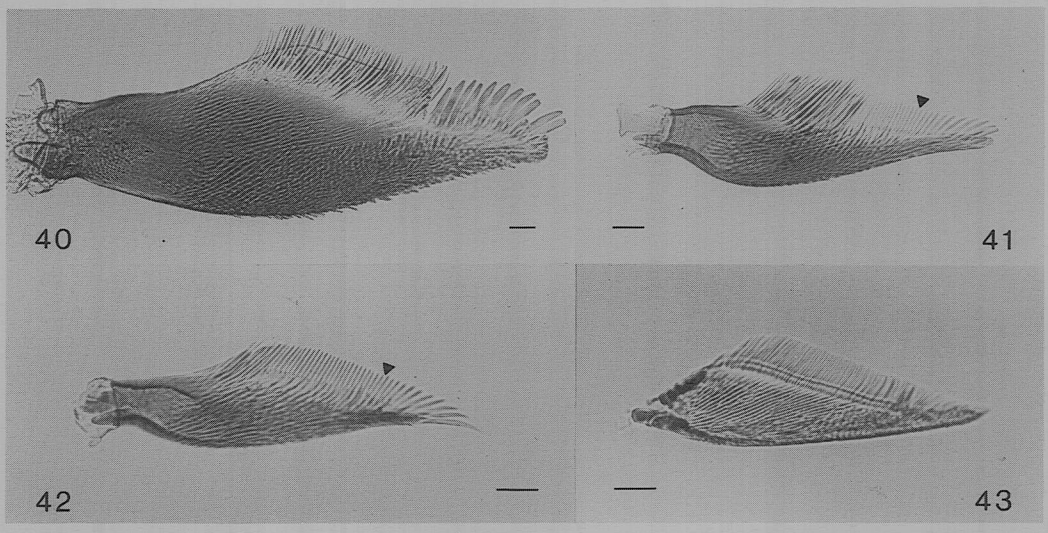
genres. Pourvu de dents longues, étroites et serrées, le peigne basal repose sur la zone lamelliforme; les premières dents se retrouvent au sommet du triangle. L'apex est atrophié et courbé en sens inverse de la base selon l'axe longitudinal. Le peigne apical comprend de 9 à 13 dents parfois très larges comme chez *Cheliomyrmex andicola*. Le peigne apical n'atteint pas l'extrémité distale chez *Eciton vagans*. Il n'y a pas de brosse antéro-latérale.

Le balai tibial est absent, comme chez les Dorylines et les Leptanillines.

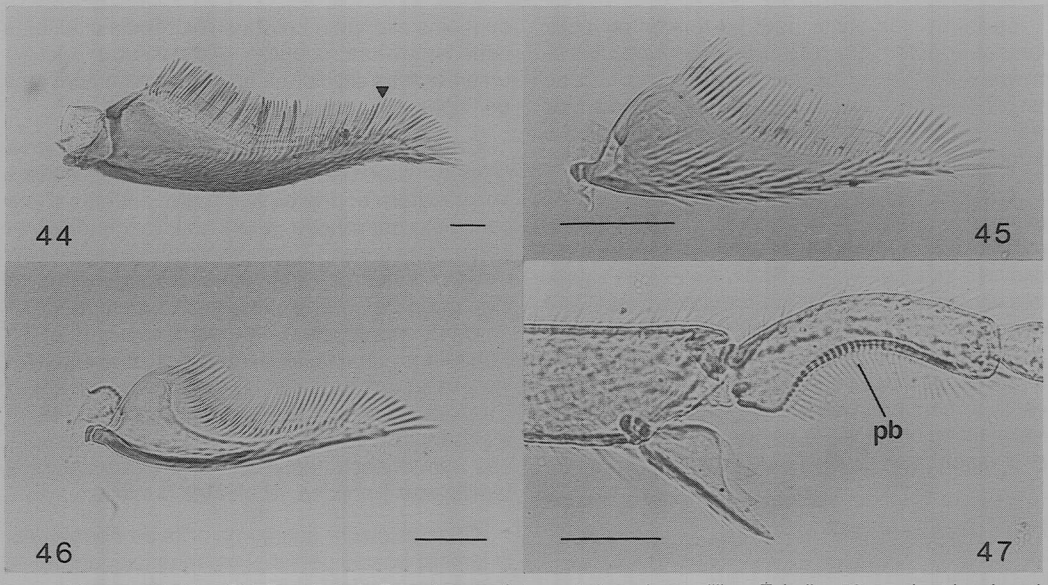
Myrmicinae (fig. 52-65)

Le strigile de cette vaste sous-famille apparaît globalement très intégré, tout en présentant des variations importantes.

La forme trapue, la plus commune, possède un corps principal subtriangulaire, une marge ventrale

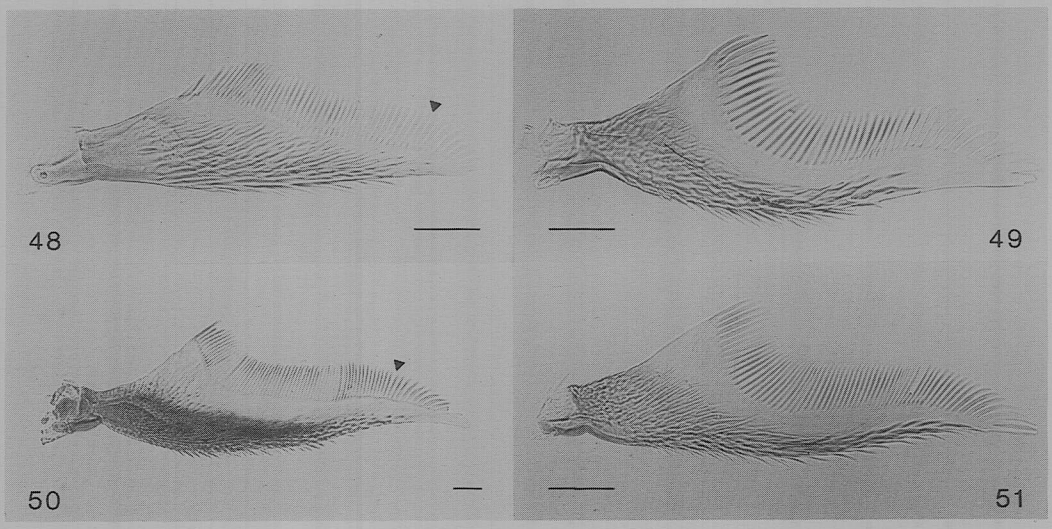


Figures 40-43. Strigiles de Ponérines. Échelle: 50 μm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 40. *Paraponera clavata*. 41. *Ectatomma ruidum*. 42. *Rhytidoponera chalybaea*. 43. *Platythyrea punctata*.



Figures 44-47. Strigiles de trois Pseudomyrmécines et d'une Leptanilline. Echelle: 50 μm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 44. *Pachysima aethiops*. 45. *Pseudomyrmex* sp. 46. *Tetraponera aitkeni*. 47. *Leptanilla judaica*; pb, peigne basitarsal.

convexe et un condyle articulaire court et souvent trapu. La base occupe environ 85 % du corps principal. La cavité interne à faible ouverture reste vaste en général; le plafond est parfois assez mince (fig. 60). La marge interne est convexe, rarement droite (fig. 61), suivie ou non d'une dent basale (tableau I). Le peigne basal, droit ou courbé, demeure bien régulier; il est pourvu de dents longues supportées par une zone lamelliforme plus ou moins développée. L'apex très court et faiblement différencié peut être digitiforme ou pointu. Il porte en moyenne une douzaine de dents. La brosse antéro-latérale reste en général peu développée, voire absente. Le strigile des Attini offre un habitus particulier: la marge ventrale est plus convexe et les structures dorsales tendent à s'aligner longitudinalement les unes par rapport aux autres.



Figures 48-51. Strigiles d'une Doryline et de trois Écitonines. Échelle : 50 μm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 48. *Dorylus orientalis*. 49. *Cheliomyrmex andicola*. 50. *Eciton vagans*. 51. *Neivamyrmex californicus*.

La forme compacte peut se rencontrer chez *Aphaenogaster* (fig. 54), *Monomorium, Nesomyrmex* (fig. 58) et *Pheidole*. Dans ce cas, la base est plus élevée et plus courte, et l'apex encore plus réduit. Le peigne apical compte en moyenne 7 à 8 dents.

La forme effilée reste plutôt rare. Chez les Dacetini et le genre *Zacryptocerus* (fig. 63), dont le strigile est falciforme, la marge ventrale est convexe plutôt que sinusoïdale. Après une courbe très accentuée, la marge interne devient rectiligne, donnant ainsi une allure particulière à la base. La cavité interne peut être courte ou allongée. Il n'y a pas de dent basale. Chez *Ocymyrmex*, la base est fortement courbée et l'apex est exceptionnellement long et pointu ; le peigne apical s'amenuise et n'atteint pas l'extrémité de l'apex.

Le balai tibial est généralement présent, parfois réduit, parfois absent.

Évolution morphologique

LE PROCALCAR DES HYMÉNOPTÈRES

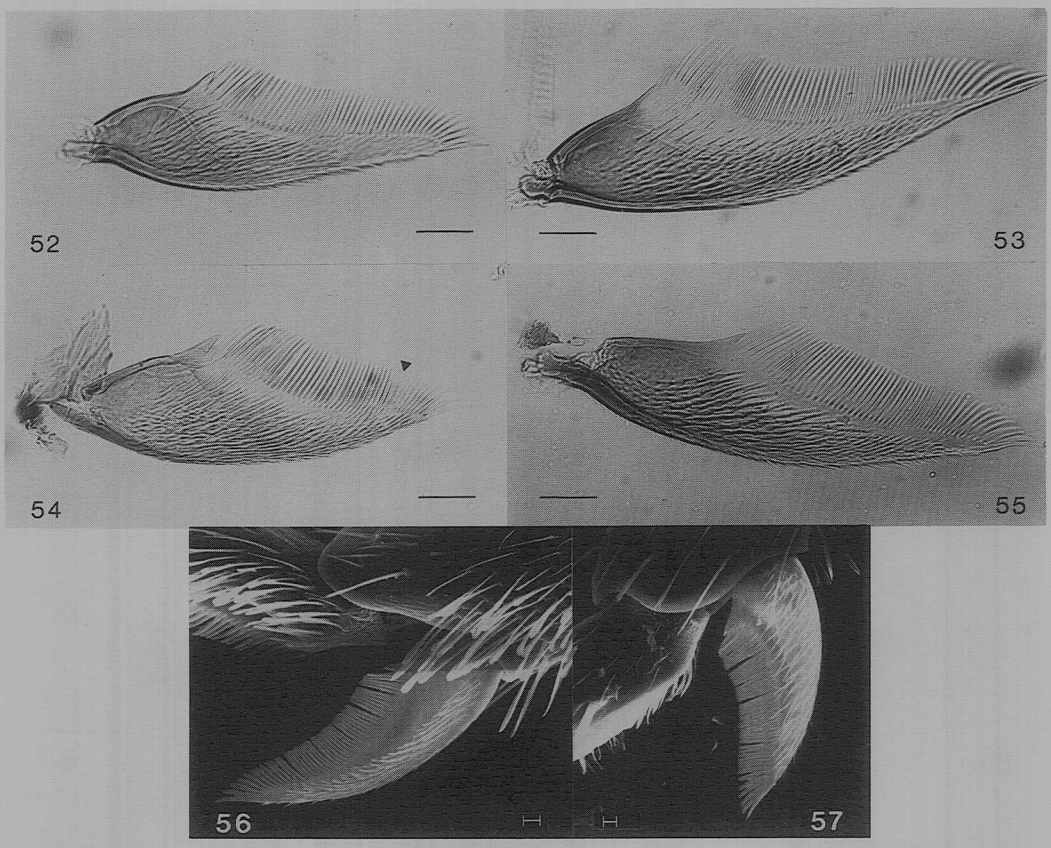
Pour comprendre l'évolution du strigile chez les fourmis, il s'avère nécessaire de connaître le sens très général des variations de l'éperon protibial antérieur au niveau de l'ordre des Hyménoptères.

La majorité des Symphytes exhibent un calcar ventral à l'apex des protibias. Cet éperon très mobile se présente soit comme un cylindre bien droit (Cimbicides), soit (le plus souvent) comme une tige conique portant une lamelle basse et plus ou moins allongée. Lorsque l'extrémité distale de cette lamelle se recourbe, elle est supportée par un processus digitiforme projeté dorsalement près de l'apex.

Chez plusieurs familles d'Apocrites, on observe un calcar subdivisé en deux parties bien distinctes en vue latérale : une base élargie, affectée d'une concavité prononcée selon l'axe longitudinal, et portant une lamelle diversement développée ; puis un apex bien droit, plus ou moins long, inerme ou bien pourvu de denticules ou d'un peigne formé de dents très fortes. Chez les Braconides et les Sphécides, on trouve parfois des strigiles sans lamelle et pourvus de peignes basal et apical d'apparence différente. Par contre, Brothers (1975) a observé un calcar aussi peu modifié que celui des Symphytes dans le genre *Anthobosca* de la famille des Tiphiides, Aculéates primitifs.

Chez plusieurs genres primitifs de Formicides, la lamelle basale persiste, presque toujours suivie d'un peigne apical plus ou moins développé. Par contre, le calcar de la majorité des genres s'est transformé en un véritable strigile, la base et l'apex portant chacun un peigne. Ces deux peignes sont alignés l'un à la suite de l'autre pour constituer un ensemble uniforme. Chez les espèces de fourmis examinées, la marge ventrale du corps principal ne porte pas de longs poils raides, ni de peigne comme c'est parfois le cas chez les Mutillides.

L'élaboration progressive d'un organe complexe comme le strigile des Formicides constitue une voie très particulière et peut-être unique de spécialisation au sein de l'ordre.



Figures 52-57. Strigiles de Myrmicines. Échelle: 50 μm (sauf aux figures 56-57). Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 52. *Myrmica detritinodis*. 53. *Pogonomyrmex californicus*. 54. *Aphaenogaster occidentalis*. 55. *Veromessor andrei*. 56-57. *Leptothorax acervorum*, microphotographies électroniques de l'appareil de nettoyage; le trait blanc vaut 10 μm. 56. Vue antérieure montrant le balai tibial en haut à droite et la brosse antéro-latérale sur le corps même du strigile. 57. Vue postérieure.

D'autres types de calcar se rencontrent chez les abeilles sauvages, les Braconides, etc. Les Microhyménoptères ont aussi probablement innové au niveau de cette structure.

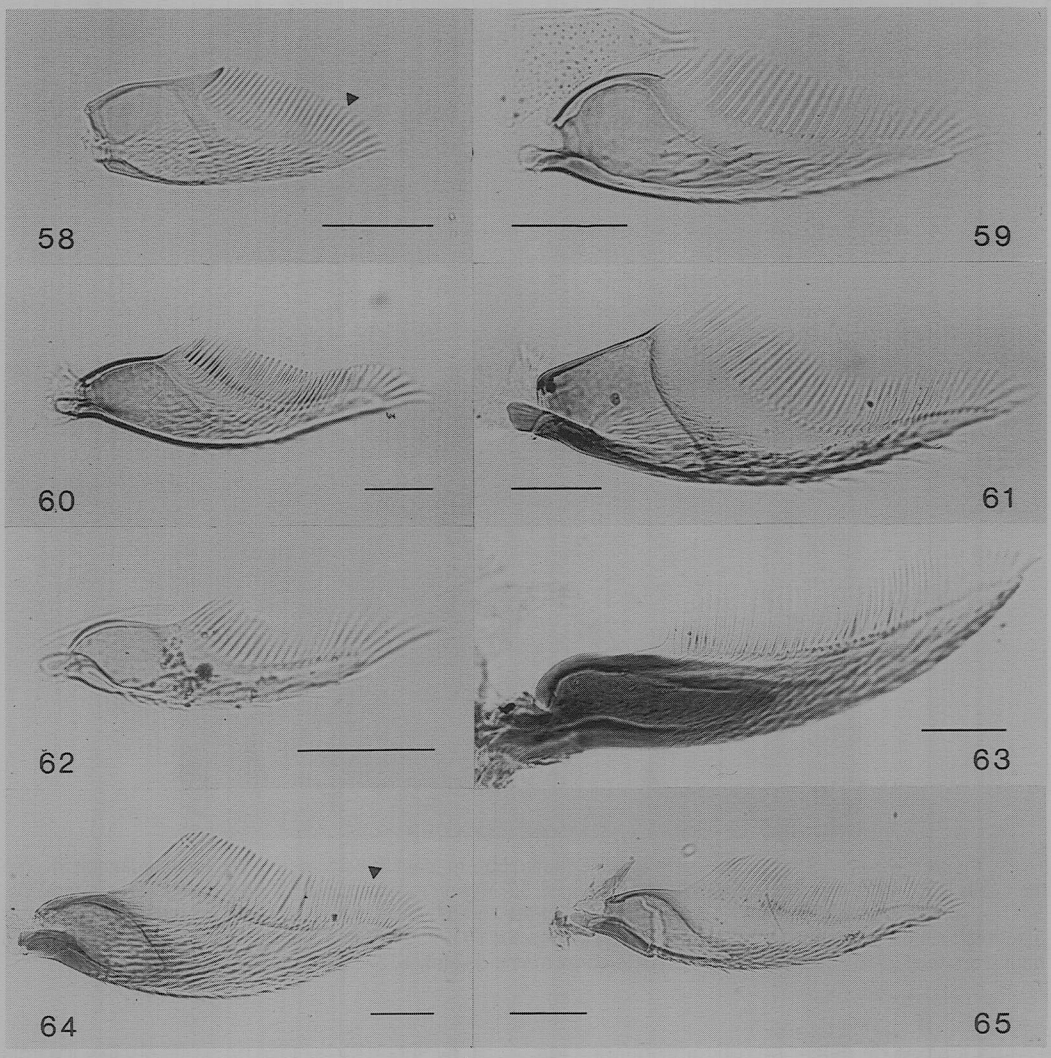
LE STRIGILE DES FORMICIDES

La présente revue des variations morphologiques du strigile chez les fourmis permet d'esquisser un schéma de l'évolution générale de cette pièce dans la famille.

Le strigile de la souche ancestrale devait avoir un corps principal plus primitif, à peine comprimé latéralement, allongé et bipartite. La base affectée d'une concavité portait une lamelle basse et longue comme on en rencontre dans plusieurs familles d'Aculéates. Suivait un apex droit surmonté d'un peigne plus ou moins grossier. *Nothomyrmecia macrops* rappellerait encore quelque peu un tel modèle.

L'évolution de la pièce présente par la suite trois tendances générales: (1) une intégration de plus en plus poussée de la base et de l'apex malgré les variations de forme; (2) une disparition de la lamelle basale au profit d'un peigne; (3) une uniformisation du peigne apical avec le peigne basal. Ces transformations vont produire un organe très typique et plus efficace chez la majorité des genres.

Le remplacement de la lamelle basale par un peigne apparaît comme le point central de cette spécialisation et demande quelques explications. Selon nos observations, les dents du peigne apical apparemment fortes et rigides seraient produites directement à partir du tégument de la surface dorsale de l'apex. Par contre, les dents du peigne basal qui semblent plus souples origineraient du découpage de la lamelle. Ce processus explique aussi fort bien l'origine des deux peignes d'ap-



Figures 58-65. Strigiles de Myrmicines. Échelle : 50 μm. Le triangle noir inversé indique la limite entre le peigne basal et le peigne apical. 58. *Nesomyrmex echinatinodis*. 59. *Chalepoxenus muellerianus*. 60. *Myrmicaria rufiventris*. 61. *Solenopsis* sp. 62. *Strumigenys rufobrunnea*. 63. *Zacryptocerus* sp. 64. *Acromyrmex* sp. 65. *Myrmicocrypta* sp.

parence fort différente observés chez des Sphécides. De plus, on peut considérer comme une possible situation de transition les lamelles basales frangées, observées chez quelques Sphécides et Pompilides. On peut noter enfin que le canal dorsal qui semble faire communiquer la cavité interne de la base avec l'extérieur disparaît en même temps que la lamelle dorsale.

Cette interprétation se fonde sur plusieurs arguments. À l'origine, le corps principal comprend deux parties distinctes, la base et l'apex. Malgré leur intégration subséquente, la discontinuité de la courbure longitudinale du corps principal rappelle presque toujours l'existence de ces deux régions qui supportent chacune leur propre structure; la marge ventrale, selon le profil latéral, présente alors un point d'inflexion au niveau de cette discontinuité. Le peigne basal repose le plus souvent sur une assise lamellaire que nous appelons zone lamelliforme. Malgré l'uniformisation des peignes basal et apical, il reste souvent possible d'identifier leurs limites contiguës (indiquées par un triangle noir inversé dans certaines figures) par des différences, même minimes, de longueur et de largeur dans les dents. Surtout, la présence d'une lamelle basale sur les strigiles des mâles du genre *Ponera*, alors que ceux des femelles ont un peigne,

montre sans équivoque le lien étroit existant entre ces deux structures. Enfin, une lamelle réduite en longueur est suivie d'un court peigne basal dans le genre *Ectatomma* (fig. 41); lorsque doublée par une brosse dorsale postérieure, elle régresse sans se découper.

ASPECTS PHYLOGÉNÉTIQUES

Globalement, les résultats de cette première étude générale mais non exhaustive s'accordent mieux avec l'arbre phylogénétique de Taylor (1978) qu'avec celui de Brown (1954). La majorité des genres du complexe ponéroïde présentent un étranglement à l'extrémité proximale du strigile ou au moins une inflexion de la marge ventrale, tout près du condyle articulaire. Nous n'avons rencontré ni étranglement, ni inflexion similaire chez les genres examinés dans le complexe formicoïde. En outre, selon notre interprétation des structures observées, les Pseudomyrmécines partagent un caractère dérivé, la brosse dorsale, avec quelques genres de Ponérines comme *Platythyrea, Paraponera* et *Ectatomma*. Il est certain que le strigile des Pseudomyrmécines manifeste par ses caractéristiques beaucoup moins d'affinités avec celui des Myrméciines. S'ajoute à ces éléments le fait que le jeu des variations affecte davantage la base que l'apex dans le complexe ponéroïde, alors que l'inverse s'observe dans le complexe formicoïde. De plus, à l'exception des *Myrmecia* et de quelques genres de Ponérines, l'apex est fortement réduit chez les autres genres du complexe ponéroïde.

Le strigile de *Nothomyrmecia macrops* s'avère sans contredit le plus primitif rencontré au sein de la famille: l'assise de la lamelle est encore concave; les parois du corps principal demeurent très épaisses; le condyle articulaire est peu développé et voisine un petit canal au rôle inconnu et qui semble traverser l'extrémité de la marge ventrale.

À l'intérieur du complexe formicoïde, *Nothomyrmecia macrops* est la seule espèce dont le strigile possède une lamelle dorsale. Cette dernière est remplacée par un peigne basal dans les trois autres sous-familles. Une zone lamelliforme parfois translucide peut servir d'assise à ce peigne. Chez *Melophorus* par exemple, on reconnaît sous le peigne basal une zone peu chitinisée très large qui se referme juste au niveau du triangle noir, à la figure 9. La limite ventrale de cette zone correspondrait à l'assise concave de la lamelle de *N. macrops*; dans les deux cas, il s'agit d'indices de leur origine. On peut aussi voir dans les trois sous-familles un amincissement des parois du corps principal, phénomène poussé à l'extrême chez *Brachymyrmex* (fig. 21), et un allongement du condyle articulaire qui traîne avec lui le petit canal sus-mentionné. Un tel allongement du condyle confère probablement une plus grande mobilité au strigile.

Le strigile compact d'*Aneuretus simoni* se révèle surprenant. Une telle forme intégrée, où l'on ne distingue plus la partie apicale de la partie basale, n'a rien de primitif. *Aneuretus* aurait donc passablement évolué depuis le moment où ce fossile vivant a laissé le tronc principal du complexe formicoïde. La présence d'une dent basale rapproche *A. simoni* des Dolichodérines, alors que la forme compacte est très semblable à celle du genre *Brachymyrmex* des Formicines.

Globalement, le strigile des Dolichodérines présente un habitus typique et constant par suite du redressement de la marge interne, ce qui en fait un ensemble très homogène. Par contre, les variations de la base engendrent une plus grande diversité de formes chez les Formicines. Les limites des tribus de cette sous-famille apparaissent souvent inconsistantes d'après les caractères des strigiles. Ainsi, le genre *Anoplolepis* avec un strigile effilé et le genre *Plagiolepis* avec une forme compacte se retrouvent ensembles dans les Plagiolepidini. Le genre *Lasius* cadre assez mal avec les autres Formicini. Les formes effilées de cette dernière tribu se distinguent peu de celles des Camponotini.

Le complexe ponéroïde manifeste une grande diversité qui pose encore plusieurs problèmes au sujet des relations entre les diverses sous-familles et les tribus. Le strigile des Myrméciines et des Ponérines primitives montre un habitus très robuste: les parois du corps principal sont épaisses et le condyle articulaire, souvent trapu, n'est pas en continuité avec la marge ventrale. Chez les Myrméciines, la base apparaît plus soulevée et plus courte que chez *N. macrops* (strigile le plus primitif de l'autre complexe); de plus, le développement exagéré de l'apex et de son peigne est particulier à cette sous-famille. Il faut donc situer son origine dans la souche ancestrale des ponéroïdes, comme le suggère Taylor (1978).

Les Ponérines affichent les plus fortes variations observées à l'intérieur d'une même sous-famille. La grande tribu des Ponerini présente à première vue un ensemble hétéroclite. Parmi les genres examinés, le strigile d'*Euponera* (fig. 34), de *Centromyrmex* et de *Pachycondyla* montre un habitus commun à partir duquel on peut facilement faire dériver le modèle particulier des Odontomachini (fig. 33).

Les strigiles de trois genres d'Ectatommini, *Paraponera, Ectatomma* et *Rhytidoponera* (fig. 40-42), ont une brosse dorsale ou du moins un vestige de brosse. Sans y voir nécessairement un processus continu d'évolution du premier strigile

au troisième, il est permis de supposer ici une suite logique de transformations: (1) la lamelle est doublée par une brosse dorsale, nouvelle structure issue d'un développement exagéré de la pilosité de la face postérieure du strigile; c'est ce que l'on observe chez *Paraponera clavata*; (2) la brosse dorsale étant probablement plus efficace que la lamelle, cette dernière a tendance à s'affaisser; chez *Ectatomma*, ce mouvement est combiné à un découpage partiel de la lamelle (seulement dans la zone non doublée par la courte brosse), ce qui donne un court peigne basal coincé entre un vestige de lamelle et le peigne apical; (3) la lamelle s'est découpée sur toute sa longueur en un peigne basal et a laissé une dent basale chez *Rhytidoponera*. Il est difficile d'évaluer l'importance que la brosse dorsale a connue chez les ancêtres immédiats de ce dernier genre.

Des liens fort intéressants se révèlent entre les membres de certaines tribus de Ponérines et d'autres sous-familles. Ainsi, le strigile des Pseudomyrmécines montre beaucoup d'affinités avec celui des *Platythyrea*, genre isolé (tribu des Platythyreini avec les *Probolomyrmex*) pas très éloigné des Ectatommini selon Wheeler & Wheeler (1985). Dans les deux cas, on observe une longue brosse dorsale, un affaissement important de la lamelle et un habitus similaire: forme triangulaire, apex court, corps principal développé au-dessus de l'axe d'équilibre, même courbure de la marge ventrale qui est en continuité avec le condyle articulaire. Il faut rappeler ici que la lamelle ne se découpe pas lorsqu'elle se trouve devant une brosse dorsale, elle s'affaisse plutôt.

Wilson *et al.* (1967) placent les Ectatommini à l'origine de la sous-famille des Myrmicines. Le strigile sans lamelle ni dent de *Gnamptogenys* ressemble fortement à celui de certains genres de Myrmicines comme *Veromessor* et *Acromyrmex* (fig. 55, 64). Une étude détaillée des strigiles des Ectatommini ainsi que des groupes qui gravitent autour de cette tribu (Myrmicines, Pseudomyrmécines, Platythyreini) devrait permettre de jeter un éclairage nouveau sur les relations possibles entre les genres constitutifs de ces taxons.

Même si les strigiles des Cerapachyini examinées sont très allongés, il est possible de faire un rapprochement entre celui de *Sphinctomyrmex* (fig. 38) et celui de *Dorylus* (fig. 48): base subtriangulaire, peigne dorsal long et uniforme avec de longues dents, courbure très similaire de la marge ventrale. Cette comparaison est motivée par le fait que les Cerapachyini (Cérapachyines selon Wheeler & Wheeler 1985) origineraient de formes intermédiaires entre des Ponérines plus primitives et les Dorylines. En outre, selon nos observations, les Cerapachyini, les Dorylines et les Écitonines ont perdu leur balai tibial. Quant aux Écitonines, au strigile très particulier (fig. 49-51), ils n'ont pas d'équivalent chez les Ponérines; seul le strigile déjà mieux intégré de *Leptogenys elongata* (fig. 39) a une base triangulaire.

La forte dissemblance entre le strigile de *Dorylus* et celui des Écitonines s'ajoute à la liste des différences déjà reconnues entre ces deux sous-familles. Il sera intéressant d'examiner le strigile des *Aenictus* pour savoir s'il conserve la forme simple observée chez *Dorylus* ou bien s'il présente la forme caractéristique des Écitonines. Wheeler & Wheeler (1985) acceptent le passage du genre *Aenictus* aux Écitonines, changement proposé en 1972 par Kistner à la suite de ses observations sur les Staphylinides myrmécophiles associés aux différents genres de fourmis légionnaires.

Le strigile de *Leptanilla judaica* (fig. 47) est unique dans la famille des Formicides. Jusqu'à maintenant, c'est le seul qui soit dépourvu de peigne apical. Cette absence doit être considérée comme un caractère dérivé, aboutissement ultime d'une tendance à la réduction de l'apex. Cependant, ce phénomène s'observe fréquemment dans plusieurs autres familles d'Aculéates. La présence d'une lamelle rend le strigile des Leptanillines plus primitif que celui des Dorylines et des Écitonines auxquels ils sont habituellement associés. De nouvelles observations s'avèrent nécessaires pour jeter plus de lumière sur la signification de ce jeu de variations.

Relations avec la classification

Les variations morphologiques du strigile que nous avons décrites pour l'ensemble des Formicides peuvent-elles contribuer à définir ou à délimiter les unités taxonomiques infra-familiales?

On peut effectivement identifier des éléments caractéristiques aux niveaux des sous-familles, tribus et genres actuellement reconnus dans la classification. Ainsi, les variations de la base et de l'apex confèrent au corps principal un habitus généralement distinctif au niveau des sous-familles. Si l'on tient compte en outre des éléments dorsaux, on peut souvent séparer les genres, à tout le moins des groupes de genres. Par exemple, la base du strigile des *Rhytidoponera* porte une dent, seul cas connu chez les Ponérines selon notre échantillonnage, et une brosse dorsale très courte.

Mais les découpages taxonomiques et les rattachements phylogénétiques ne coïncident pas toujours et dénotent le besoin de nouvelles analyses biosystématiques. Il est significatif de constater que les cas qui prêtent le plus à discussion présentent aussi des particularités au niveau

du strigile, comme chez les genres *Leptanilla* et *Aneuretus*, la tribu des Cerapachyini, la sous-famille des Dorylinae. La signification taxonomique de ces variations peut ne pas être évidente pour un niveau donné lorsque le strigile est étudié seul. Mais, dans un groupe de caractères, il peut prendre un sens qui confirme une division ou, mieux, qui débloque l'interprétation de l'ensemble.

Nous avons détecté ce potentiel pour la première fois dans l'étude comparative des sous-genres actuels de *Leptothorax* (*sensu lato*). Certains caractères fondamentaux montrent qu'il existe deux sous-ensembles très différents d'espèces. Le premier avec le genre *Leptothorax* (*sensu stricto*, Francoeur *et al.*, 1985) possède un strigile avec une dent basale, alors que le deuxième avec le genre *Myrafant* affiche un strigile sans dent basale. Ce caractère permet de reconnaître des sous-tribus dans ce cas (Francoeur, données inédites). De même, le strigile peut contribuer à caractériser des groupes d'espèces à l'intérieur d'un genre, comme chez *Myrmica* (Francoeur, non publ.). Cependant, il ne semble pas très utile pour distinguer des espèces.

Remerciements

Cette étude fut rendue possible grâce à une subvention du Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada. Nous remercions le Dr E.O. Wilson du *Museum of Comparative Zoology* de l'Université Harvard (Cambridge, Massachusetts) et M. Barry Bolton du *British Museum of Natural History* (Londres) de nous avoir fourni des spécimens. Nous tenons à souligner le travail de M. Pierre Savard qui a effectué la préparation des strigiles des Myrmicines.

Références

BROTHERS, D.J., 1975. Phylogeny and classification of the Aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. — Kans. Univ. Sci. Bull., 50: 483-648.

BROWN, W.L., 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. — Insectes soc., 1: 21-31.

FRANCOEUR, A., R. LOISELLE & A. BUSCHINGER, 1985. Biosystématique de la tribu Leptothoracini (Formicidae, Hymenoptera). 1. Le genre *Formicoxenus* dans la région holarctique. — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 112: 343-403.

GENNERICH, J., 1922. Morphologische und biologische Untersuchungen der Putzapparate der Hymenopteren. — Arch. Naturgesch., 88: 1-63.

KISTNER, D.H., 1972. A new genus of the staphilinid tribe Dorylomimini from Africa and its possible significance to ant phylogeny. — Ent. News, 83: 85-91.

LOISELLE, R. & A. FRANCŒUR, 1988. Régression du dimorphisme sexuel dans le genre *Formicoxenus* et polymorphisme comparé des sexes dans la famille des Formicidae, (Hymenoptera). — Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.), 115: 367-378.

MASSON, C. & R. BROSSUT, 1981. La communication chimique chez les insectes. — La Recherche, 12: 406-416.

PASSERA, L., 1984. Aspects comportementaux de la communication chimique dans les sociétés animales. — Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 120: 163-174.

TAYLOR, R.W., 1978. *Nothomyrmecia macrops*. A living-fossil ant rediscovered. — Science, 201: 979-985.

WHEELER, G. & J. WHEELER, 1985. A simplified conspectus of Formicidae. — Trans. Am. ent. Soc., 111: 255-264.

WHEELER, W.M., 1910. Ants: their structure, development, and behaviour. — Columbia Univ. Press, New York, 663 p.

WILSON, E.O., 1971. The Insect societies. — Harvard Univ. Press, Cambridge, 548 p.

WILSON, E.O., F.M. CARPENTER & W.L. BROWN, 1967. The first mesozoic ants. — Science, 157: 1038-1040.